

## **Biodiversité aquatique de Madagascar 30: le genre *Cheirogenesia* Demoulin, 1952 (Ephemeroptera, Palingeniidae)**

Michel SARTORI<sup>1</sup> & Jean-Marc ELOUARD<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Musée de Zoologie, Palais de Rumine, case postale 448,  
CH-1000 Lausanne 17, Suisse.

email: Michel.Sartori@ie.zea.unil.ch

<sup>2</sup> ORSTOM, Laboratoire de Recherche sur les Systèmes Aquatiques et leur  
Environnement, BP 434, 101 Antananarivo, Madagascar

email: elouard@lrsae.orstom.mg

**Aquatic biodiversity of Madagascar 30: the genus *Cheirogenesia* Demoulin, 1952 (Ephemeroptera, Palingeniidae).** - The endemic genus *Cheirogenesia* is poorly known and supposed to be monospecific with the single species *Ch. decaryi* (Navàs, 1926). Numerous collections from different regions of Madagascar led us to discover several populations of this genus. In the present paper, we redescribe *Ch. decaryi* from material recently collected in the suburbs of Antananarivo, as well as two new species, *Ch. edmundsi* sp. nov. (Mangoro basin) and *Ch. laurencae* sp. nov. (Rianila basin). Affinities among them are quoted. Geographical and ecological data are also presented. The most striking discovery is the fact that neither males nor females perform flight, but rather skim the water surface.

**Key-words:** *Cheirogenesia* - Madagascar - new species - distribution - behaviour

### INTRODUCTION

L'étude des Ephemeroidea malgaches entreprise par les membres du Laboratoire de Recherche sur les Systèmes Aquatiques et leur Environnement (CNRE-ORSTOM) et du Musée cantonal de Zoologie à Lausanne dans le cadre du projet "Biodiversité et biotypologie des eaux continentales malgaches" s'est révélée riche en nouvelles espèces. Ainsi les trois genres présents dans la Grande Île, *Probosciodoplocia* (Polymitarcyidae), *Eatonica* (Ephemeridae) et *Cheirogenesia* (Palingeniidae) qui étaient monospécifiques, possèdent respectivement sept (ELOUARD & SARTORI 1997; ELOUARD *et al.* 1999), trois (ELOUARD *et al.* 1998) et au moins trois espèces.

La présence de Palingeniidae à Madagascar est connue depuis plus de 70 ans. Déjà en 1926, NAVÀS décrivait l'espèce *Anagenesia decaryi* sur la base de plusieurs spécimens capturés dans la région de Tananarive (Antananarivo) et dans le " Sud Centre " de la Grande Île. Dans son travail de 1952, DEMOULIN crée le genre

Manuscrit accepté le 30.07.1998.

Fonds Documentaire IRD



010021238

Fonds Documentaire ORSTOM

Cote: Bx 21238 Ex: unique

*Cheirogenesisia* pour cette espèce, se basant notamment sur la forme très particulière de l'aile antérieure qui présente une analogie frappante avec celle d'une chauve-souris. En 1969, McCafferty érige un nouveau genre et une espèce nouvelle d'Epheméridae, *Fontainica josettae*, sur la base de jeunes larves décrites sans autre appellation par Fontaine (1968). En 1976 enfin, McCafferty & Edmunds décrivent pour la première fois une larve de *Cheirogenesisia*, sous le nom de *Ch. decaryi*, et mettent en synonymie la combinaison *Fontainica josettae*. A ce jour donc, le genre *Cheirogenesisia* n'est connu que de quelques imagos mâles, d'un lot de larves et d'une larvule, provenant tous de localités différentes.

Grâce à l'obligeance du Dr J. Legrand, du MNHN de Paris, nous avons pu examiner l'holotype de *Ch. decaryi*. De plus, de nombreuses prospections effectuées depuis 1991 par l'équipe du LRSAE (ORSTOM-CNRE) et celle du Musée de Zoologie à Lausanne ont permis de capturer de très nombreux individus appartenant à ce genre, tant au stade larvaire qu'imaginal.

Dans ce premier travail, consacré aux stades ailés, le mâle de l'espèce type du genre, *Ch. decaryi* (Navàs), est redécrit de la région d'Antananarivo; la subimago femelle est décrite pour la première fois. Deux autres espèces sont également proposées comme nouvelles, sur la base d'imagos mâles et subimagos femelles. Leurs larves feront l'objet d'une description ultérieure.

Les holotypes et une partie des paratypes sont déposés au Musée de Zoologie à Lausanne. D'autres paratypes sont également déposés au MNHN, Paris, ainsi qu'au CNRE à Antananarivo, Madagascar.

## DESCRIPTIONS

### *Cheirogenesisia decaryi* (Navàs, 1926)

*Anagenesia decaryi* Navàs 1926  
*Cheirogenesisia decaryi* Demoulin 1952  
 nec *Cheirogenesisia decaryi* McCafferty & Edmunds 1976

#### IMAGO ♂

Coloration (matériel en alcool et vivant): tête brun-gris, yeux noirs, ocelles blanchâtres. Scape antennaire blanchâtre, pédicelle et flagelle brun moyen. Vestiges mandibulaires de couleur blanc-grisâtre. Thorax brun moyen, plus clair le long de la ligne médiane. Prothorax translucide près de sa marge antérieure. Aile brun-gris. Pattes brun gris, avec des maculations longitudinales brunes sur les fémurs. Tergites abdominaux brun moyen avec deux taches claires allongées en position antéro-médiane (Fig. 1). Une bande plus foncée part du milieu de la marge tergale et rejoint obliquement la marge postérieure. Sternites uniformément brun clair; traces de maculations en abat-jour peu visibles. Chaîne nerveuse ventrale blanchâtre. Paracérque brun foncé; cerques brun-gris.

Tête: yeux grands, ovoïdes; distance interoculaire égale aux 2/3 de la largeur d'un oeil (Fig. 2). Pièces buccales vestigiales, vestiges mandibulaires bien visibles, atteignant la base du prothorax.

Thorax: toutes les pattes sont de longueur normale, non atrophiées. Patte antérieure portant une griffe à deux ongles presque symétriques, l'un pointu, l'autre obtus (Demoulin, 1952, fig. 3D). Pattes médianes et postérieures portant des ongles longs et symétriques. Tarses de toutes les pattes à 5 articles. Aile antérieure caractéristique (Fig. 5): nervure costale profondément échancrée entre les nervures longitudinales des champs radial et médian. Gémination des nervures radiales et médianes, à l'exception de la nervure  $R_1$ . Les nervures transverses n'atteignent pas la marge costale, mais sont remplacées par des plis de l'aile. Champs cubital et anal à marge costale rebordée. Champs costal et sous costal de l'aile postérieure également rebordé. Nervure costale peu échancrée. Nervures transverses principalement présentes entre la nervure costale et la première nervure radiale.

Abdomen: pleurites abdominaux très développés. Gonopodes de trois articles, le premier très développé, les deux derniers réduits à de petits moignons. Styligère très largement échancré. Lobes péniens très divergents, en V dans la partie proximale, brusquement élargis, avec une saillie en forme de talon. Marge externe des lobes légèrement convexe, boudinés, et brusquement rétrécis à l'apex, formant un téton (Fig.7).

Paracérque réduit à quelques segments.

Taille: longueur du corps, 21-27 mm; longueur de l'aile antérieure, 14-18 mm; longueur des cerques, 15-20 mm.

#### SUBIMAGO ♀

Tête et thorax brun foncé. Pattes antérieures entièrement atrophiées; pattes médianes et postérieures atrophiées au niveau des tarses. Aile antérieure laiteuse, moitié distale souvent teintée de gris. Marge costale nettement moins échancrée que chez le ♂ (Fig. 6). Nervures transverses moins abondantes, surtout dans le champ cubital qui est au demeurant plus développé que chez le ♂. Abdomen plus clair que chez le ♂, mais avec les mêmes dessins sur les tergites. Sternites uniformément blanchâtres, chaîne nerveuse ventrale bien visible; 9e sternite plus foncé, avec deux taches allongées noirâtres.

Taille: longueur du corps, 22-28 mm; longueur de l'aile antérieure, 15-22 mm; longueur des cerques, 6-10 mm.

#### OEUF

Forme discoïde typique des Palingeniidae (Fig. 10). Surface chorionique lisse sans structure apparente; micropyle en position submarginale; plage micropylaire très peu marquée. Diamètre: 300-360µm.

#### MATÉRIEL EXAMINÉ

Un spécimen épinglé, ♂ holotype (MNHN, Paris), et portant les étiquettes suivantes: (1) Muséum Paris Madagascar Tananarive R. Decary 1921, (2) T g(?) 221, (3) *Anagenesia decaryi* Nav. P. Navás S.J. det, (4) TYPE.

Autre matériel:

12 larves, bassin de la Betsiboka, riv. Ikopa, Ambohimambola, près du pont, 47°25'54"E, 18°56'40" S, alt. 1257 m; stat. St02-27, prélèv. P0242, le 30/04/94. 18 ♂♂,

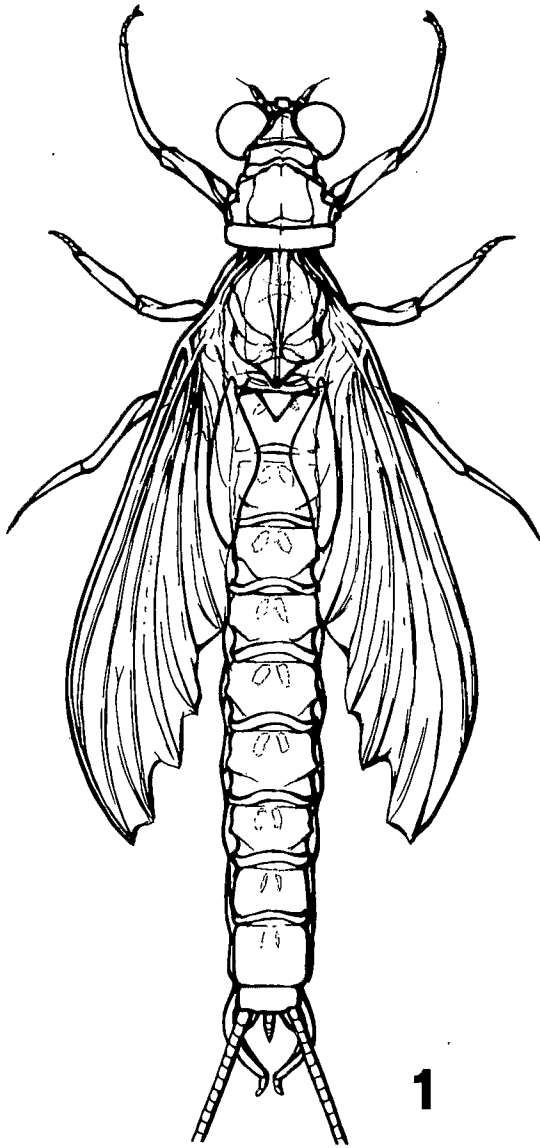


FIG. 1

*Cheirogenesia decaryi* (Navàs, 1926), imago mâle.

20 ♀♀, bassin de la Betsiboka, riv. Ikopa, Ankazobe-Ambohimanambola Tana, Sablière, 47°34'38" E, 18°55'43" S, alt. 1255 m; stat. St02-03, prélèv. P0287, le 14/03/95. 154 ♂♂, 13 ♀♀, bassin de la Betsiboka, riv. Ikopa, Hotel le Hintsy-Tana, 1500 m en amont de P0287, 47°35'23" E, 18°55'58" S, alt. 1256 m; stat. St02-33, prélèv. P0288, le 15/03/95. 198 ♂♂, 122 ♀♀, 50 exuvies larvaires, même station, prélèv. P0576, le 22/03/96.

### ***Cheirogenesia edmundsi* sp. n.**

*Cheirogenesia decaryi* sensu McCafferty & Edmunds 1976

#### IMAGO ♂

Coloration similaire à celle de *Ch. decaryi*. Teinte générale plus claire. Tergites bruns-clairs, sternites abdominaux beiges, sans aucune trace de maculation.

Tête: yeux très grands, ovales (Fig. 3); distance interoculaire inférieure à la moitié de la largeur de l'oeil.

Thorax: ailes antérieures et postérieures semblables à celles de *Ch. decaryi*. Nervation typique du genre.

Abdomen: base des lobes péniens à marges subparallèles; lobes divergents après la saillie, à marges postérieures subrectilignes et brusquement rétrécis à l'apex, formant un téton (Fig. 8).

Taille: longueur du corps, 25-28 mm; longueur de l'aile antérieure, 16-18 mm; longueur des cerques, 14-17 mm.

#### SUBIMAGO ♀ ET OEUF

Semblables à ceux de *Ch. decaryi*.

Moitié apicale de l'aile antérieure nettement teintée de gris.

Taille: longueur du corps, 21-29 mm; longueur de l'aile antérieure, 18-24 mm; longueur des cerques, 7-8 mm.

#### MATÉRIEL EXAMINÉ

1 imago ♂ holotype, bassin du Mangoro, riv. Mangoro, Pont routier - Route: Tana-Moramanga, 48°06'32" E, 18°52'32" S, alt. 840 m; stat. St07-01, prélèv. P0243, le 6/05/94.

157 ♂♂, 130 ♀♀ paratypes, même station, même date que l'holotype.

Autre matériel:

24 imagos ♂♂, même station, prélèv. P0106, le 2/04/92. 35 larves, même station, prélèv. P0375, le 17/04/95. 17 ♂♂, 25 ♀♀, même station, prélèv. P0377, le 20/04/95.

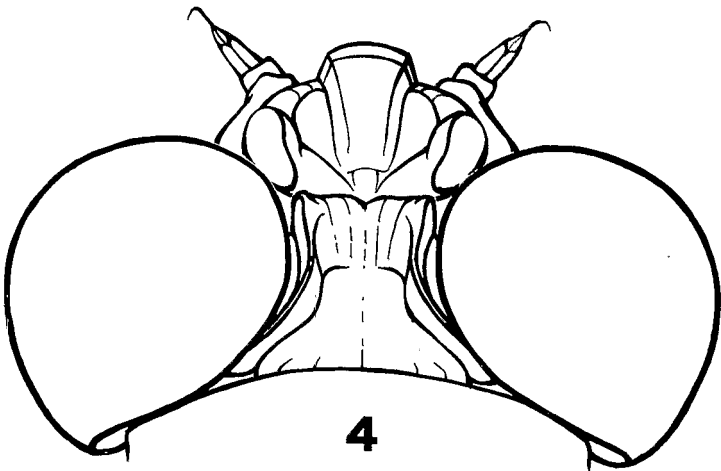
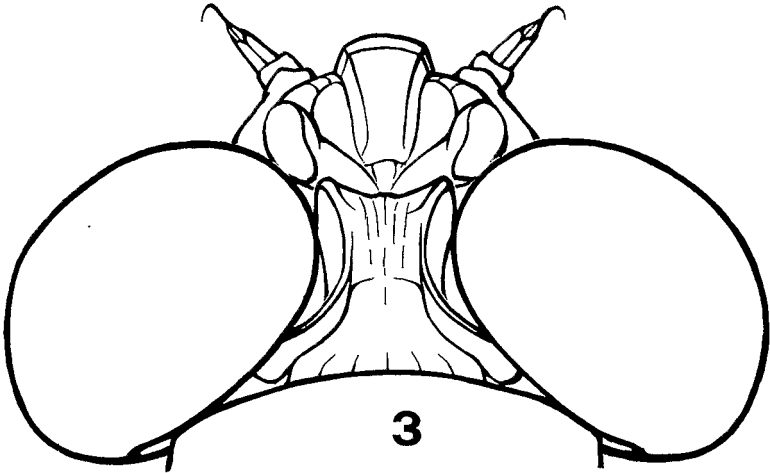
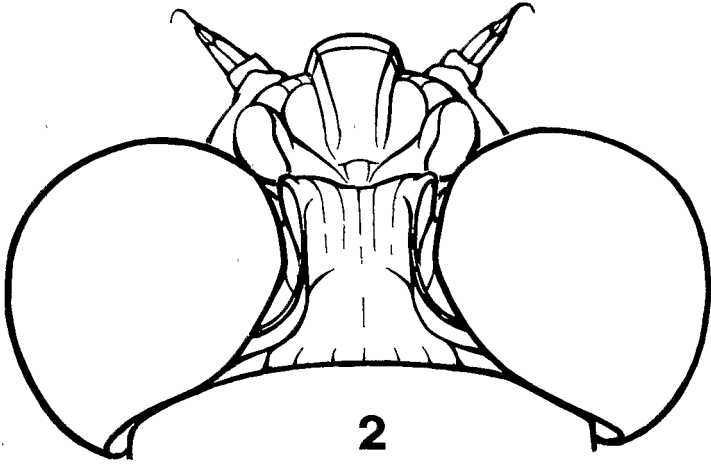
#### ETYMOLOGIE

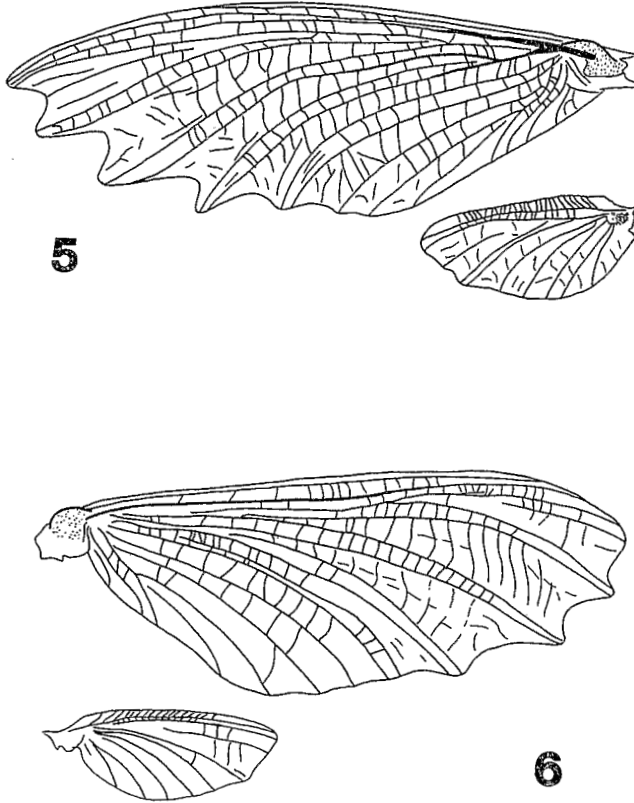
Cette espèce est dédiée à G.F. Edmunds Jr. (Salt Lake City, USA), qui fut le premier à collecter des spécimens de cette espèce.

### ***Cheirogenesia laurencae* sp. n.**

#### IMAGO ♂

Coloration générale plus foncée que chez *Ch. decaryi*. Tergites bruns foncés, sternites abdominaux brun moyen, maculations blanchâtres en abat-jour bien visibles.





FIGS 5 - 6

Ailes antérieure et postérieure de *Ch. decaryi*; fig. 5: imago mâle, fig. 6: imago femelle.

Tête: yeux très grands, ovoïdes (Fig. 4); distance interoculaire égale aux  $\frac{2}{3}$  de la largeur de l'oeil.

Thorax: ailes antérieures et postérieures semblables à celles de *Ch. decaryi*. Nervation typique du genre.

Abdomen: base des lobes péniens à marges internes en forme de "U" bien visible; lobes peu divergents après la saillie, à marges postérieures subrectilignes, et peu rétrécis à l'apex, formant un téton peu prononcé (Fig. 9)

Taille: longueur du corps, 27-29 mm; longueur de l'aile antérieure, 16-19 mm; longueur des cerques, 18-21 mm.

FIGS 2 - 4

Tête en vue dorsale des trois espèces de *Cheirogenesia*; fig. 2: *Ch. decaryi*, fig. 3: *Ch. edmundsi* sp. nov., fig. 4: *Ch. laurencae* sp. nov.

## SUBIMAGO ♀ ET OEUF

Semblables à ceux de *Ch. decaryi*.

Moitié apicale de l'aile antérieure nettement teintée de gris.

Taille: longueur du corps, 21-29 mm; longueur de l'aile antérieure, 18-24 mm; longueur des cerques, 7-8 mm.

## MATÉRIEL EXAMINÉ

1 imago ♂ holotype, bassin du Rianila, riv. Sahatandra, Pont routier Ambarikadera, Croisement vers Lakato, Aff. de Rianila., 48°21'07" E, 18°57'23" S, alt. 925m, station St17-10, prélèv. P0248, le 26/10/94.

33 ♂♂, 12 ♀♀ paratypes, même station, même date que l'holotype.

## Autre matériel:

25 larves, même station, prélèv. P0376, le 17/04/95. 11 larves même station, prélèv. P0506, le 19/10/95. 18 larves, bassin du Rianila, aff. Sahatandra, Route Lakato, près de 5 km début route Lakato, 48°21'02" E, 18°59'37" S, alt. 935m, station St17-33, prélèv. P0517, le 20/10/95.

## ETYMOLOGIE

Cette espèce est dédiée à Laurence Ruffieux (Neuchâtel), éminente collègue et amie, qui a participé à plusieurs prospections et qui a fait d'importantes recherches sur la physiologie des espèces de *Cheirogenesia*.

## DISCUSSION

Les trois espèces mentionnées dans ce travail sont très proches l'une de l'autre. Elles se distinguent cependant aisément. La coloration mise à part, les imagos mâles de *Ch. edmundsi* sp. nov. se reconnaissent à la forme et à la taille de leurs yeux plus grands que chez les deux autres espèces. La forme des génitalia, que ce soit la base des lobes péniens aussi bien que l'apex, est caractéristique de chaque espèce. Le fait que la population du Mangoro soit différente de l'espèce nominale avait déjà été supposé par MCCAFFERTY & EDMUNDS (1976).

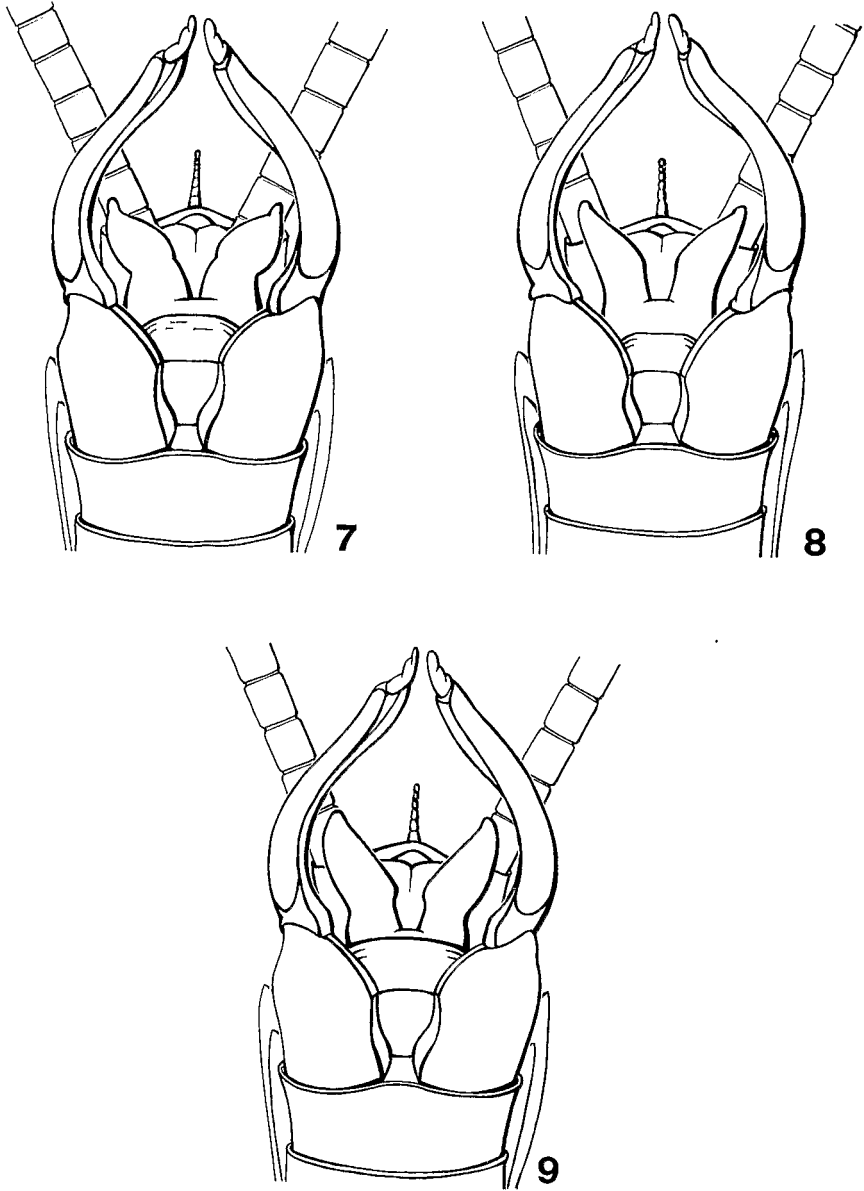
## DISTRIBUTION ET ÉCOLOGIE

Les larves de *Cheirogenesia* possèdent une écologie proche de celles d'autres Palingeniidae, telle celle de *Palingenia longicauda* (SARTORI *et al.* 1995). Elles sont fousseuses et colonisent les méandres des cours d'eau, principalement dans les zones d'érosion où elles forent des trous dans le substrat fin composé majoritairement de limons et d'agile relativement compacts. D'ailleurs tous les Palingeniidae colonisent les zones potamiques des fleuves et rivières, surtout situées à basse altitude. A Madagascar, il en est de même pour certaines espèces de *Cheirogenesia*. Toutefois, la géomorphologie du pays a créé des zones potamiques d'altitude sur les Hautes Terres (altitude supérieure à 1200 m), qui sont colonisées par certaines espèces, telle *Ch. decaryi*.

Chaque espèce étudiée n'est pour l'instant connue que d'un seul bassin.

*Ch. decaryi* a été collectée dans plusieurs stations le long de l'Ikopa (haut bassin de la Betsiboka), dans la banlieue de la capitale Antananarivo (Fig. 11). La rivière possède un débit moyen d'environ 30 m<sup>3</sup>.s<sup>-1</sup>. L'environnement est majoritairement





FIGS 7 - 9

Génitalia, en vue ventrale des trois espèces de *Cheirogenesia*; fig. 7: *Ch. decaryi*, fig. 8: *Ch. edmundsi* sp. nov., fig. 9: *Ch. laurenceae* sp. nov.

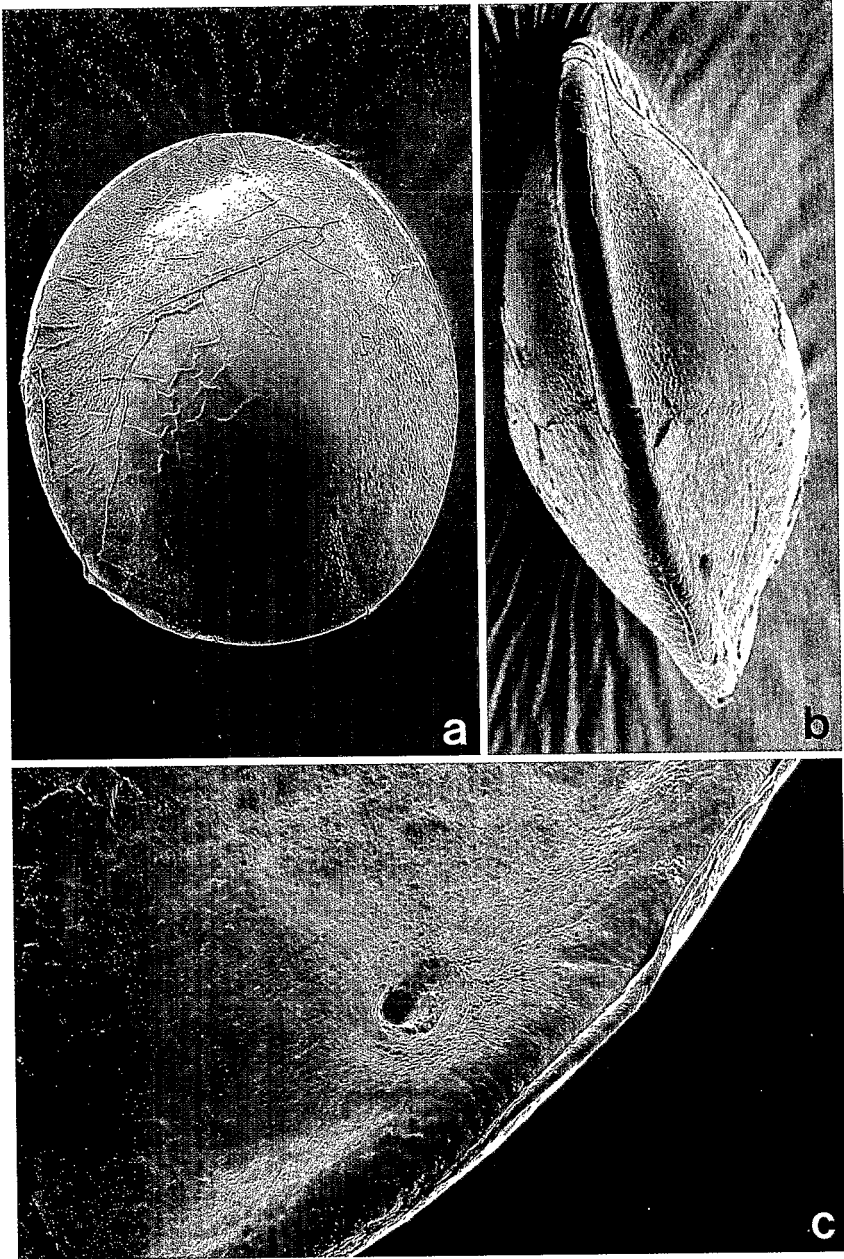


FIG. 10

Oeuf de *Ch. edmundsi* sp. nov., de face (a), de profil (b) et détail de la région micropylaire (c).

constitué de rizières. Les larves creusent des trous horizontaux. La période d'émergence a lieu généralement entre la dernière semaine de mars et la première semaine d'avril, soit à la fin de la saison des pluies (fin de l'été austral).

*Ch. edmundsi* sp. nov. colonise plusieurs stations le long du Mangoro (Fig. 11). Le fleuve possède un débit moyen d'environ  $90 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ . L'environnement est constitué par une forêt pluviale dégradée ("savoka"). Les larves colonisent les berges dans une zone à écoulement laminaire située entre deux rapides. Les trous sont creusés horizontalement. La période d'émergence se déroule entre la fin du mois d'avril et le début du mois de mai, soit au début de la saison sèche (automne austral).

*Ch. laurencae* sp. nov. a été découverte sur plusieurs stations le long de la Sahatandra (bassin du Rianila) (Fig. 11). Contrairement aux deux autres rivières, celle-ci est nettement plus petite, avec un débit moyen inférieur à  $5 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ . L'environnement est constitué par une forêt pluviale primaire. Les larves creusent des trous horizontaux. La période d'émergence a lieu à la fin du mois de septembre, soit vers la fin de la saison sèche (printemps austral).

Le genre *Cheirogenesia* est relativement répandu à Madagascar (Fig. 11). A ce jour, une vingtaine de localités sont connues, tant sur les bassins de la côte ouest que ceux de la côte est. Les altitudes des stations de récolte de ce genre varient du niveau de la mer à 1300 m. Pour la majorité d'entre elles, nous ne possédons que des larves. Dans certaines stations, elles ne creusent pas leurs trous horizontalement, mais verticalement, à la manière des *Eatonica* (Epheméridae). Les deux comportements sont parfois visibles dans la même station. Il ne nous est pas encore possible de dire si ces comportements reflètent des différences taxinomiques ou si elles ne sont que l'expression des potentialités de colonisation d'une même espèce. Néanmoins, au vu du fort taux d'endémicité par bassin observé chez les Ephéméroptères malgaches, il est probable que plusieurs de ces populations appartiennent à des espèces différentes de celles décrites dans le présent travail.

## COMPORTEMENT

Pour les trois espèces présentées dans ce travail, le comportement des stades ailés est le même. Les émergences ont lieu tôt le matin. Les premiers individus sortent de l'eau environ une heure et demie avant le lever du soleil, soit aux environs de 4h30. Il est très difficile dans ces conditions de pouvoir observer convenablement cette première phase. Les subimagos mâles muent sur l'eau, immédiatement après la remontée de la larve à la surface. Il est possible que l'émergence des larves se fasse sous l'eau. Ce qui est certain, c'est que nous n'avons jamais capturé de subimagos mâles! Le fait que les mâles passent par ce stade est prouvé par la présence d'exuvies subimaginale à la surface de l'eau.

Comme pour les autres Palingeniidae, les femelles restent au stade subimaginal. L'extrême brièveté du stade subimaginal des mâles fait que les émergences sont synchrones. Il n'y a pas de phénomène de protandrie comme chez *Palingenia longicauda* par exemple (LANDOLT *et al.*, 1995).

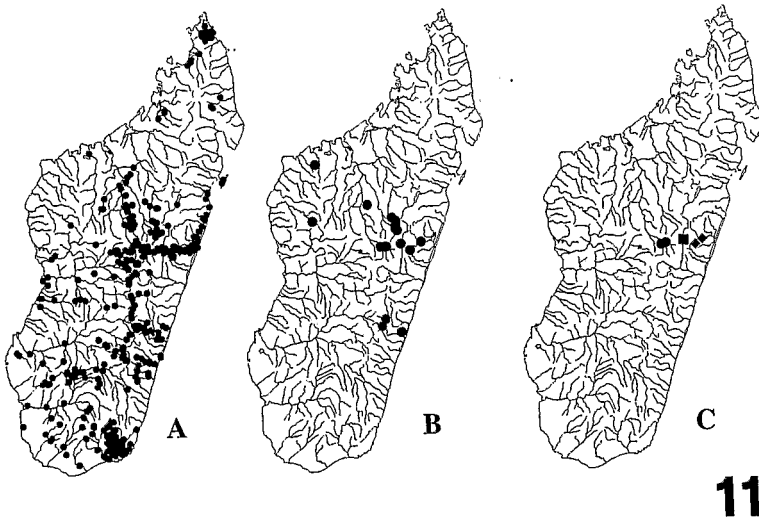


FIG. 11

Cartes de distribution des espèces de *Cheirogenesia* à Madagascar: A: stations prospectées, B: stations à *Cheirogenesia* spp., C: ● *Ch. decaryi* sp. nov., ■ *Ch. edmundsi* sp. nov., ◆ *Ch. laurencae* sp. nov.

Le maximum d'émergence a lieu aux alentours de 5h00. Les accouplements se déroulent immédiatement et la ponte suit tout de suite. L'apogée de l'activité de reproduction est atteinte entre 5h15 et 5h30. Dès ce moment, le nombre d'individus diminue et au lever du jour, vers 6h00, il ne reste presque plus d'individus sur l'eau.

Dans les grandes lignes, l'activité de reproduction de *Cheirogenesia* est semblable à ce que l'on connaît des autres Palingeniidae. La différence fondamentale est que dans ce genre, ni les mâles ni les femelles ne volent. Ces insectes se déplacent tels des hydroglisseurs à la surface de l'eau, et sont incapables de quitter l'interface eau-air. Tous les individus jetés en l'air sont incapables de supporter leur propre poids et retombent à la surface de l'eau. L'étude de cette adaptation unique chez les Éphéméroptères, ainsi que ses causes et conséquences, fait l'objet d'une étude séparée (RUFFIEUX *et al.*, 1998). La microendémicité marquée des *Cheirogenesia* est très certainement une conséquence de la perte du vol des adultes; il devient en effet impossible à ces insectes de passer d'un bassin à l'autre.

#### REMERCIEMENTS

Nos remerciements s'adressent au Dr Jean Legrand (MNHN de Paris) pour avoir mis à notre disposition l'holotype de *Ch. decaryi*. La plupart des dessins sont l'oeuvre de Christophe Roulet. Les photographies au microscope électronique à balayage ont été réalisées au Centre de Microscopie Electronique de l'Université de Lausanne par Geneviève L'Eplattenier.

Ce travail est réalisé dans le cadre du projet "biodiversité et biotypologie des eaux continentales malgaches", projet développé conjointement par le CNRE et l'ORSTOM. Il bénéficie d'une subvention provenant du Fonds d'Aide et de Coopération français. Les cartes ont été réalisées avec le logiciel CartoNOE conçu par O. Hertu. Nos remerciements sont adressés à tout le personnel du LRSAE pour leur aide et assistance. Enfin que le Ministre de la Recherche Appliqué au Développement (MRAD) trouve ici toute notre gratitude pour son action afin de faciliter ce programme de recherche.

## LITTÉRATURE

- DEMOULIN, G. 1952. Sur deux Palingeniidae (Insectes Ephéméroptères) mal connus. *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique* 28 (33): 1-11.
- ELOUARD, J.-M. & M. SARTORI 1997. Aquatic biodiversity of Madagascar 1: *Probosciodoplocia*, a singular plural (Ephemeroptera: Polymitarcyidae: Euthyplociinae), pp. 439-447. In: Ephemeroptera and Plecoptera - Biology, Ecology, Systematics (P. Landolt & M. Sartori eds), *MTL, Fribourg*, XI + 569 pp.
- ELOUARD, J.-M., R. OLIARINONY & M. SARTORI 1998. Biodiversité aquatique de Madagascar. 9. Le genre *Eatonica* Navás (Ephemeroptera Ephemeriidae). *Mitteilungen der schweizerischen entomologischen Gesellschaft* 71: 1-9.
- ELOUARD, J.-M., M. SARTORI, J.-L. GATTOLLIAT & R. OLIARINONY 1999. Aquatic biodiversity of Madagascar. 11. *Probosciodoplocia* (Ephemeroptera Polymitarcyidae) from the Réserve Naturelle Intégrale d'Andohahela and surrounding areas. pp. In: (S. Goodman ed.) *Field Museum of Natural History, Chicago*.
- FONTAINE, J. 1968. Contribution à l'étude des Ephéméroptères malgaches: la superfamille des Ephemeroidea. *Bulletin mensuel de la Société limnéenne de Lyon* 6 : 228-242.
- LANDOLT, P., M. SARTORI, C. ELPERS & I. TOMKA 1995. Biological studies of *Palingenia longicauda* (Olivier) (Ephemeroptera: Palingeniidae) in one of its last European refuges - Feeding habits, ethological observations and egg structure, pp. 273-281 In: Current directions in research on Ephemeroptera. (L.D. Corkum & J.J.H. Ciborowski eds), *Canadian Scholar Press, Toronto*, XIII + 478 pp.
- MCCAFFERTY, W.P. 1968. A new genus and species of Ephemeridae (Ephemeroptera) from Madagascar. *Entomological Records* 80: 293.
- MCCAFFERTY, W.P. & G.F. EDMUNDS JR 1976. The larvae of the Madagascar genus *Cheirogenesia* Demoulin (Ephemeroptera, Palingeniidae). *Systematic Entomology* 1: 189-194.
- NAVAS, L. 1926. Algunos Insectos del Museo de Paris. *Broteria, Zoologica* 23 (3): 95-115.
- RUFFIEUX, L., J.-M. ELOUARD & M. SARTORI. 1998. Flightlessness in mayflies and its relevance to hypotheses on the origin of insect flight. *Proceedings of the Royal Society of London, Biological Sciences* 265: 2135-2140.
- SARTORI, M., P. LANDOLT, V. LUBINI & L. RUFFIEUX 1995. Biological studies of *Palingenia longicauda* (Olivier) (Ephemeroptera: Palingeniidae) in one of its last European refuges - Abiotic characteristics and description of the habitat, pp. 263-272. In: Current directions in research on Ephemeroptera. (L.D. Corkum & J.J.H. Ciborowski eds), *Canadian Scholar Press, Toronto*, XIII + 478 pp.

